COMPLEMENT DE COURS DE
PHYSIOLOGIE VEGETALE
Semestre 4

Préparé par
Prof. El Houssine Zaid

Mars 2006

INTRODUCTION

La physiologie végétale

- C'est la science qui étudie le fonctionnement des organes et des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions.
- Elle cherche en somme à percer les secrets de la vie chez les plantes.

Domaines d'étude

- Les domaines d'étude de la physiologie végétale sont très diversifiés et concernent notamment :
- la nutrition, en particulier l'absorption de l'eau et des éléments minéraux ainsi que les fonctions de synthèse ;
- la respiration et les échanges gazeux chez les plantes ;
- les mouvements et les phénomènes de sensibilité ;
- la croissance et le développement ;
- la reproduction, végétative ou sexuée

La nutrition végétale est l'ensemble des processus qui permettent aux végétaux d'absorber dans le milieu ambiant et d'assimiler les éléments nutritifs nécessaires à leur différentes fonctions physiologiques : croissance, développement, reproduction etc.

La nutrition fait appel à des processus d'absorption de gaz et de solutions minérales soit directement dans l'eau pour les végétaux inférieurs et les plantes aquatiques, soit dans le cas des végétaux vasculaires dans la solution nutritive du sol par les racines ou dans l'air par les feuilles.

Ce complément de cours concernera de façon exclusive la nutrition minérale des plantes. Après un bref historique, seront traités les besoins nutritifs et l'absorption minérale des végétaux.

I. HISTORIQUE

Aristote pensait que les plantes étaient issues de petits animaux qui, vivant étendus sur le sol, avaient fini par perdre leurs pattes.

- Cette idée fut encore énoncée au XVIe siècle par l'Italien A. Césalpin pour qui les plantes étaient des animaux en appui sur la tête, avec les racines pour bouche.
- Il fallut attendre le XVIIe siècle pour que le Belge J.B. Van Helmont (1577-1644) démontre la faible contribution du sol dans l'augmentation du poids des plantes.

Comment 60 grammes de sol pourraient-ils donner un arbre de 75 Kg?

Conclusion de Van Helmont
L’arbre s’est formé surtout à partir de l’eau d’arrosage (le reste venant du sol).

Un siècle plus tard : Stephen Hales (1677-1761)
- Suite aux développements de la chimie, on démontre que la matière organique contient du carbone.
- Puisque l’eau ne contient pas de carbone, alors la masse végétale ne peut pas provenir uniquement de l’eau.
- Hales suppose qu’une part importante du végétal provient du dioxyde de carbone (CO_2).
- Il faudra attendre le XXe siècle pour démontrer que Hales avait raison!!

Que fournit le sol à la plante ?
- Un support pour l'enracinement
- Les éléments minéraux essentiels
- L'eau
- L'oxygène

Le sol est-il vraiment essentiel à la croissance des plantes ?
Non! Les végétaux les plus primitifs comme les algues peuvent s'en passer. En fait, pratiquement toutes les plantes peuvent s'en passer.

La culture hydroponique
On peut cultiver des plantes en milieu artificiel sans aucun sol. C'est ce qu'on appelle culture hydroponique.

Les relations alimentaires : les besoins nutritifs des plantes vertes
- La nutrition des végétaux verts est très différente de celle des animaux
- Depuis des siècles, on réalise des cultures sur les sols à partir de semis
- De nos jours, culture «hydroponique » ou culture sans sol ou encore « hors sol ».
- Cette technique ne peut être mise en œuvre que parce que l’on connaît les besoins des plantes vertes.
- Quels sont-ils ?

II. BESOINS NUTRITIFS DES VEGETAUX

L’eau et les sels minéraux sont prélevés dans le sol par les poils absorbants des racines des plantes. Ces minéraux peuvent intervenir dans des processus physiologiques importants pour les plantes : photosynthèse, fructification, perméabilité cellulaire, équilibres ioniques, etc.

Eléments essentiels

Un élément essentiel est un élément chimique dont une plante a besoin durant son cycle de développement, qui consiste à passer de l’état de graine à la production d’une autre génération de graines.

Pour qu'un élément soit considéré essentiel, trois critères doivent être réunis:

- Une plante donnée doit être incapable d'accomplir son cycle en l'absence de l'élément minéral en question.
- Dans sa fonction, cet élément ne doit pas être remplaçable par un autre élément minéral.
- L'élément doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante - par exemple, comme un constituant essentiel de la plante tel qu'une enzyme - ou il doit être nécessaire dans une étape métabolique distincte telle qu’une réaction d'une enzyme.

On divise généralement les éléments essentiels à une plante en :

- Éléments majeurs ou macroéléments
- Éléments mineurs ou oligoéléments (microéléments)

Éléments majeurs ou macroéléments

On en dénombre 9 : ce sont les éléments essentiels dont la plante a besoin en quantité relativement importante. Ce sont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène et l'azote. Les trois premiers sont puisés dans l'air et dans l'eau. Le dernier, dans le sol (forme minérale) et dans l’air (cas des organismes fixateurs). Ces quatre éléments qui constituent la matière organique représentent plus de 90 % en moyenne de la matière sèche végétale. A ces éléments s’ajoutent le soufre,le phosphore, le calcium, le potassium et le magnésium.

On peut trouver souvent le Na, le Cl et le Si, mais ces derniers ne sont pas nécessaires à tous les végétaux.

Comment une plante arrive-t-elle à résister à la salinité ?

Une plante, mise dans un milieu salé va avoir un développement difficile. Le sol est en effet riche en sel, la pression osmotique peut y être supérieure à celle de la plante, d'où des difficultés d'absorption d'eau. Sur la partie aérienne le sel peut brûler les feuilles, la pression osmotique favorise la sortie d'eau des cellules, d'où leur mort.

Les plantes adaptées à ces milieux (les halophytes) accumulent le sel dans leurs vacuoles au niveau des feuilles pour augmenter leur pression osmotique. Elles fabriquent également des osmoticum (ou osmolytes), molécules organiques qui s'accumulent dans les vacuoles, pour contrecarrer l'action du sel en augmentant la pression osmotique cellulaire, ce qui en limite ainsi l'entrée.

Chez les glycophytes, plantes dont l'halotolérance est limitée, il y a plutôt un rejet de sel. Elles expulsent activement du Na^+ au niveau des racines, mais en accumulent dans les vacuoles des feuilles.

Éléments mineurs ou oligoéléments

- Les microéléments sont appelés ainsi non parce qu'ils sont moins importants pour la croissance des plantes, mais parce qu'ils sont requis en plus petites quantités.
- Ils sont au nombre de 6 : le fer, le manganèse, le zinc, le cuivre, le molybdène et le bore.
- Ces éléments n'ont une certaine utilité qu'à titre de cofacteurs des réactions enzymatiques.

Les microéléments sont très importants en agriculture aujourd'hui, aussi bien pour la croissance des plantes que pour la santé animale.
Un manque de ces éléments nutritifs dans le sol ou dans les plantes peut nuire à la production autant qu'une carence d'un des macroéléments.

Carences en minéraux

- Les symptômes d'une carence en un élément dépendent en partie du rôle nutritif de cet élément dans la plante.

Ex: Mg est un constituant de la molécule de chlorophylle; son absence provoque la chlorose.

- Dans certains cas, la relation entre la carence en un élément et les symptômes occasionnés par cette carence est moins directe.

Ex: Fe ; cet oligoélément ne fait pas partie de la molécule de chlorophylle mais est nécessaire à la biosynthèse de l'un des précurseurs de la chlorophylle. Aussi, sa carence provoque-t-elle la chlorose.

- Les symptômes d'une carence en un élément dépendent non seulement du rôle nutritif de cet élément dans la plante, mais aussi de sa mobilité dans celle-ci.

Ex: le Mg est un élément mobile dans la plante. Sa carence déclenche le jaunissement des anciens organes.
A l'inverse, le fer dont la mobilité est plutôt faible, reste localisé dans les anciens organes. Un manque d'approvisionnement en cet élément provoque la chlorose des jeunes organes.
Le prélèvement de la matière végétale, à la suite d'une récolte, d'une cueillette ou d'une moisson, est susceptible d'entraîner un de certains éléments dans le sol.
De tous les éléments majeurs essentiels à manque la plante, trois sont plus susceptibles de manquer dans le sol:

- Azote (N)
- Phosphore (P)
- Potassium (K)

Les macroéléments

L'azote (N)

De tous les minéraux, l'azote est celui dont la carence restreint le plus la croissance des végétaux et le rendement des cultures. L'azote (N) est un élément nutritif essentiel à la croissance et au développement des végétaux et donc à la production de la biomasse pour les plantes cultivées.
C'est un constituant des acides aminés, protéines, bases puriques et pyrimidiques, chlorophylles, cytochromes, phytohormones (auxines, cytokinines..) et de plusieurs vitamines.

Sa carence provoque la diminution marquée de la chlorophylle, d'où chlorose (jaunissement) d'abord des vieilles feuilles puis des jeunes, suivie du ralentissement et de l'arrêt de la photosynthèse. Cela explique l'importance de la nutrition azotée en nutrition végétale.
Il peut paraître curieux que des végétaux souffrent d'une carence en azote, alors que cet élément est très abondant dans l'air. En effet, l'azote représente 78 % de l'atmosphère terrestre où il constitue une formidable source de fertilisants estimée à 4. 10^{15} tonnes, mais sous sa forme gazeuse N_2, il ne peut pas être utilisé directement par les plantes qui ne peuvent, à l'exception de certains micro-organismes (bactéries et algues notamment), l'assimiler que sous forme minérale, ammoniacale (NH_4^+) ou nitrique (NO_3^-).

Par comparaison, la photosynthèse se déroule très bien chez tous les végétaux verts bien que la teneur en CO_2 dans l'atmosphère terrestre ne soit que de 0,03%. C'est là que réside le premier paradoxe de la nutrition azotée des végétaux.
En effet, l'azote doit absolument subir une transformation chimique avant de pouvoir être utilisé par les organismes vivants.
C'est le rôle du cycle de l'azote qui permet de transformer l'azote moléculaire gazeux et l’azote organique en azote minéral (ammoniac et nitrates).

Les engrais commerciaux (engrais chimiques) sont généralement formés d'un mélange de ces trois éléments (N, P et K). Souvent, ces engrais (surtout les nitrates et les phosphates) présentent des impacts aussi bien sur l’être humain que sur l’environnement dans lequel il évolue

1 Sur l'environnement

Apportés à un sol, les NO_3^- qui sont des anions, ne sont pas adsorbés par les colloïdes de ce sol et sont, par conséquent, entraînés par lessivage quand les précipitations l'emportent sur l'évaporation. Les NO_3^- ainsi lessivés sont donc perdus du sol et atteignent les nappes phréatiques ou les eaux souterraines où ils vont se concentrer pour provoquer de graves problèmes de pollution (voir cours sur l'eutrophisation).

2 Sur l’être humain

Par ailleurs, certains végétaux qui font partie de notre alimentation, comme l'épinard et la laitue, accumulent particulièrement le NO_3^- dans leurs feuilles et leurs tiges et constituent probablement, à ce titre, un danger potentiel pour la santé humaine.

En fait, les deux principaux problèmes de santé qui ont été associés à l'excès de NO_3^- dans l'eau potable ou dans les plantes sont les méthémoglobinémies du nourrisson et les risques de cancer. Les premières sont dues à l'accumulation dans les globules rouges d'une hémoglobine inapte au transport de l'oxygène, appelée méthémoglobine. C'est une hémoglobine dont le fer ferreux a été oxydé en fer ferrique, ce qui la rend impropre au transport de l'oxygène avec pour conséquences des symptômes de dyspnées (difficulté de respirer) et de vertiges. Les seconds sont dus à la formation de nitrosamines qui sont un groupe de produits chimiques connus pour leurs effets cancérogènes chez des animaux de laboratoire. Jusqu'à présent, aucune preuve indiscutable de ces effets chez l'homme n'a pu être apportée. Les produits chimiques suspects sont les nitrites qui ont longtemps été utilisés pour traiter et conserver les viandes et d'autres aliments. Les nitrites peuvent se combiner avec des amines ou des amides naturels dans la nourriture ou dans le corps humain pour donner des nitrosamines. Ces composés ont été identifiés dans l'air et dans l'eau au voisinage des grands complexes industriels, dans la fumée du tabac, dans certains produits cosmétiques et dans certaines solutions de pesticides et d'herbicides, ainsi que dans les grillades.

A titre indicatif, la concentration maximale tolérée dans l'eau potable par la législation européenne est proche de 1 mM/l.

Carence azotée
Lorsque l'alimentation azotée est perturbée, les différents organes des plantes sont plus petits, et les rendements diminués. La carence azotée conduit à une plus faible densité des peuplements, à une fructification précoce et à une teneur réduite en protéines. Un approvisionnement médiocre ou excessif en N diminue la qualité.

Symptômes
La plante est chétive, les feuilles d'abord vert jaunâtre à jaunes deviennent plus ou moins orangées et tombent.

Le phosphore (P)

Le phosphore intervient dans les transferts énergétiques : processus de stockage et de transport de l'énergie dans les cellules (ATP), dans la transmission de caractères héréditaires (acides nucléiques), la photosynthèse et la dégradation des glucides.

Le phosphore est un constituant important des protéines phosphorées (nucléoprotéines, phosphoprotéines, lécithines, etc.). En outre, un grand nombre de réactions métaboliques exigent des phosphorylations préalables pour se dérouler.

- Il est essentiel pour la floraison, la précocité, le grossissement des fruits et la maturation des graines.
- Enfin, la présence de phosphore dans les plantes joue un rôle crucial pour les animaux qui les consomment.

Carence en P
- Les plantes carencées en P ont une croissance ralentie; le développement des racines et la densité des populations sont réduits; la floraison et la maturation sont retardées.
- Une carence en P provoque une diminution de la production de protéines et de vitamines. La conservation des légumes ainsi que la résistance au gel est moins bonne.

Certaines espèces végétales, en situation de carence en P, développent des racines spéciales appelées racines en touffes (de l'anglais cluster roots) capables de rendre le phosphore du sol disponible à la plante.

Le potassium (K)

- Le potassium n'est pas un élément constitutif des hydrates de carbone, des lipides ou des protéines, mais il joue le rôle d'activateur de différentes enzymes.
- Il permet l'augmentation de la pression cellulaire.
- Il régularise l'économie de l'eau dans la plante et réduit l'évaporation; il en accroît donc la résistance à la sécheresse.

- Le potassium est l'ion principal des solutions cytoplasmiques.
- Il joue un rôle fondamental dans les processus d'échanges trans-membranaires passifs et actifs dans les cellules.
- Il améliore le rendement de l'assimilation chlorophyllienne et la résistance au gel.
- Les légumineuses, la pomme de terre, les betteraves, le maïs et l'avoine ont des besoins élevés en K.

Carence en K

- Production de matière sèche restreinte (hydrates de carbone, protéines).
- Goût moins agréable (fruits et légumes).
- Réduction de la résistance au gel et à la sécheresse.
- Transpiration et respiration plus importantes.
- Mauvaise conservation des fruits et légumes.

Symptômes

- Feuilles d'abord vert brunâtre, puis peuvent prendre une coloration rouge brunâtre. Une chlorose apparaît et se développe à partir du bord des feuilles âgées, qui rapidement finissent par dépérir.
- Plantes manquent de turgescence et flétrissent (port flasque).
- Feuilles se recourbent ou s'enroulent.

Le magnésium (Mg)

- Le magnésium est un constituant de la chlorophylle. Il en favorise la synthèse ainsi que celle de la xanthophylle et celle du carotène.
- Il entre dans la composition de composés organiques essentiels comme la phytine et la pectine. C'est aussi un activateur d'enzymes, en particulier celles qui sont à l'origine de la protéosynthèse.
- Il favorise l'absorption du phosphore et son transport dans les graines où il favorise la synthèse des lipides.

La présence de magnésium dans les plantes est indispensable aux animaux herbivores qui, sinon, développent ce que l'on appelle la tétanie d'herbage, maladie due à un excès de potassium dans les plantes. Le magnésium évite l'absorption excessive de potassium par les plantes.

Carence en Mg

Chez les plantes carencées en magnésium, la production d'hydrates de carbone est réduite et les amides, qui servent à la protéosynthèse, s'accumulent dans les feuilles. On met en évidence de plus en plus fréquemment des carences magnésiennes, car des quantités non négligeables de magnésium sont prélevées du sol et exportées par les végétaux.

Symptômes

- Herbes de prairie et céréales: entre les nervures des feuilles apparaissent des jaunissements linéaires «en perles».
- Dicotylédones: les feuilles se décolorent en jaune entre les nervures à partir de la base, puis ces plages brunissent et se nécrosent.

Le calcium (Ca)

Le calcium est un macroélément essentiel pour toutes les plantes supérieures; il joue en effet un rôle important dans la régulation des échanges ioniques entre les racines et leur milieu. C’est un élément fondamental des parois cellulaires des plantes. C'est lui qui donne leur résistance tissulaire aux membranes pectiques. Il a ainsi une grande influence sur certaines caractéristiques des cultures comme la rigidité des tiges des céréales et la qualité des fruits.

Il favorise aussi la formation et la maturation des fruits et des graines. L’une des manifestations auxquelles son métabolisme est lié est la chlorose puisqu’il contribue à l’immobilisation du fer. De plus, l’excès de Ca réduit la solubilité du Zn du sol et entrave sa disponibilité aux plantes à cause de l’antagonisme Ca/Zn.

Enfin, il possède un rôle important dans les échanges trans-membranaires.
Les plantes ont besoin de calcium (Ca^{2+}) au niveau de la structure de la membrane cellulaire.

Plantes calcicoles et calcifuges
La différence de sensibilité des plantes aux excès de calcium a attiré depuis longtemps l'attention des écologistes et des agronomes. Le caractère "calcifuge" et son complémentaire "calcicole" sont parmi les plus importants facteurs de la répartition des espèces.
L'opinion qui a longtemps prévalu parmi les physiologistes sur l'origine du comportement différent des calcifuges et des calcicoles est que les premières se laissent intoxiquer par les excès de calcium, alors que les secondes peuvent en contrôler l'entrée en cas d'excès.
Déjà au niveau de l'adsorption (voir plus loin), les premières se distinguent des dernières par une capacité d'échange cationique racinaire (C.E.C.R.) plus faible et un degré (DE) ou indice (I.E) d'estérification plus élevé. Contrairement à celles des calcicoles, les cellules racinaires des calcifuges sont donc plus sensibles à l'"agression" par les ions OH^-.
Au niveau de l'absorption au sens strict, celle en fonction du temps est rapide chez les calcicoles et progressive chez les calcifuges. Ainsi, la Féverole (calcicole) atteint son palier de saturation après 2 heures alors qu'il en faut 8 pour le Lupin jaune (calcifuge).
L'absorption en fonction des concentrations de $CaCl_2$ et du pH de la solution nutritive montrent toutes les deux une régulation des taux de Ca^{++} absorbés par la calcicole pour des doses élevées de calcium ou des pH élevés de la solution nutritive, mais une absence de contrôle chez la calcifuge. Ce phénomène explique bien la raison de l'intoxication des plantes calcifuges en terrains calcaires ou en sols alcalins.
Cette constatation est en rapport avec le fait bien établi que les terrains calcaires sont en général alcalins et que les terrains acides sont en général peu calcaires (siliceux). Puisque les plantes calcifuges sont exclues des sols calcaires, elles "chercheront" les sols peu calcaires et donc siliceux (qui sont par conséquent acides). Elles sont appelées pour cela, plantes acidophiles. De même, les calcicoles supportent les terrains calcaires (qui sont alcalins); elles sont donc appelées plantes neutro- ou basophiles.

Le soufre (S)
Le soufre est le constituant essentiel des acides aminés soufrés (méthionine et cystéine) que la plupart des animaux ne savent pas synthétiser et qu'ils trouvent dans les plantes qu'ils consomment. Certaines plantes comme les liliacées, les légumineuses ou les crucifères sont riches en ces acides aminés soufrés, et plus généralement en produits soufrés.

- Le soufre joue un rôle essentiel dans le métabolisme des vitamines.
- L’alimentation des plantes en soufre s’effectue essentiellement à partir des sulfates, les racines absorbant les ions SO_4^{--} présents dans le sol.

Les oligoéléments

Le fer (Fe)
C’est l’un des éléments les plus communs de la croûte terrestre: il en est le 4ème élément le plus abondant. Cependant, il existe des problèmes liés à sa disponibilité aux plantes, et l’importance de cette disponibilité varie aussi bien avec les conditions du sol qu’avec la nature des plantes. Quoique la majorité des sols renferment des quantités suffisantes de fer total, des conditions de pH élevé et la présence de $CaCO_3$ libre rendent fréquemment le fer insuffisamment disponible et donc inadéquat pour une croissance végétale normale.

Bien qu'il ne soit pas un constituant de la chlorophylle, le fer est indispensable à sa formation. Sa carence provoque la chlorose. Le fer participe à la constitution de nombreuses enzymes d'oxydation et est au centre du métabolisme azoté.

Le cuivre (Cu)

Comme le fer, le cuivre entre dans la composition de nombreuses enzymes d'oxydation.
Les enzymes contenant Cu appartiennent au groupe des oxydases; ce sont des cuproprotéides qui provoquent l'oxydation des polyphénols.
Le Cu est nécessaire au moment de la floraison des céréales.
Sa carence provoque la stérilité mâle.

Le zinc (Zn)

Outre son rôle dans de nombreuses enzymes d'oxydation, le zinc participe à la fabrication des auxines de croissance.
Active l'anhydrase carbonique qui catalyse la réaction:

- $CO_2 + H_2O \longrightarrow H^+ + HCO_3^-$

Augmente l'activité de la catalase, la péroxydase et l'oxydase.
Nécessaire à la synthèse du tryptophane, précurseur de l'AIA (auxine).

Le molybdène (Mo)

Absorbé par les plantes sous forme MoO_4^-, cet oligoélément est nécessaire au métabolisme de l'azote. Il est le constituant de la nitrate réductase et de la nitrogénase.
Les symptômes d'une carence en Mo sont voisins de ceux d'une carence en N.

Le manganèse (Mn)

Joue un rôle dans diverses oxydo-réductions.
Intervient comme co-facteur de décarboxylases et de déshydrogénases du cycle de Krebs et dans diverses peptidases.

Le bore (B)

L'ion borate $H_2BO_3^-$ est strictement indispensable au fonctionnement des méristèmes.
En son absence, le bourgeon terminal se nécrose et pourrit.
Agit dans le métabolisme et le transport des glucides. Sa carence s'accompagne par une accumulation anormale de sucre ou d'amidon.

Le cobalt (Co)

Le cobalt n'est sans doute pas indispensable aux végétaux, mais cet élément se révèle indispensable aux bactéries et aux champignons de la rhizosphère et plus encore aux bactéries fixatrices d'azote atmosphérique, symbiotes des légumineuses (*Rhizobium*).

Loi du minimum : l'élément qui manque totalement ou se trouve en quantité insuffisante empêche les autres combinaisons nutritives de produire leurs effets ou, du moins, diminue leurs actions nutritives.

III. ABSORPTION MINERALE

Définition

Les racines, la tige et les feuilles sont les organes de nutrition des végétaux vascularisés : ils constituent l'appareil végétatif. Par les poils absorbants de ses racines, la plante absorbe la solution du sol, c'est-à-dire l'eau et les sels minéraux, qui constituent la sève brute. Par les feuilles, là où la photosynthèse s'effectue, la plante reçoit des acides aminés et des sucres qui constituent la sève élaborée. Sous les feuilles, il ne faut pas oublier la présence des stomates qui permettent l'évaporation d'une partie de l'eau absorbée et l'absorption du dioxyde de carbone (CO_2). Dans la tige, les deux types de sève circulent : la sève brute par le xylème et la sève élaborée par le phloème.

L'absorption des éléments minéraux présente des caractères sensiblement identiques et relève des mêmes mécanismes qu'il s'agisse d'un poil absorbant de racine, d'une algue ou d'une quelconque cellule végétale. L'absorption se mesure par la quantité de matière qui en un temps donné passe du milieu extérieur au sein du végétal.

Modalités d'absorption

L'absorption des substances minérales s'effectue chez les végétaux supérieurs par les poils absorbants ou les régions non subérifiées de la racine.
Les éléments minéraux sont généralement absorbés sous forme d'ions. Certains éléments comme le fer sont difficilement absorbables à pH élevé ; l'existence de certains complexes organométalliques, les chélates, permet de surmonter cette difficulté.
Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions. Il existe une perméabilité sélective (le Na pénètre très mal dans la cellule. A l'opposé, le K se trouve à des concentrations plus élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur (accumulation).
Les cations présentent une vitesse de franchissement des membranes plus grande que celle des anions.
Pour les cations : NH_4^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Na^+
Pour les anions : NO_3^-, Cl^-, SO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$

Etapes de l'absorption

Deux étapes :
1. *L'adsorption*, étape de fixation superficielle, passive et réversible pendant laquelle, l'élément adsorbé peut être désorbé.
Capacité d'échange cationique racinaire (C.E.C.R.)
C'est l'aptitude qu'une racine a à échanger ses cations.
Degré (ou indice) d'estérification (D.E ou I.E)
Cet indice s'obtient par la comparaison d'une C.E.C.R. avant et une autre après traitement à la chaux {$Ca(OH)_2$; pH 12}.
2. *L'absorption* (au sens strict) qui suit la première étape et peut être active ou passive, selon les ions.

IV. LE SOL

Le sol est la région la plus superficielle de la croûte terrestre, constamment remaniée par les agents atmosphériques (pluie, vent, alternances chaud, froid etc.) et par des contient aussi des êtres vivants qu'il abrite (bactéries, champignons, vers, protistes et autres) qui y jouent un rôle important.

Les plantes plongent leurs racines dans le sol, y secrètent certaines substances et le recouvrent de débris organiques qui contribuent à former l’humus. La composition chimique du sol est le résultat d’un équilibre dynamique.

- Un sol fertile est constitué d'une partie minérale et d'une partie organique.
- Composante minérale : se forme à partir de l'érosion de la roche mère (le roc proprement dit sur lequel repose le sol)
- Composante organique : c'est l'humus du sol, c'est à dire la matière organique en décomposition.
- Un sol fertile peut contenir de 1% à 30% d'humus.

La capacité d'échange cationique (CEC) d'un sol

La capacité d'échange cationique d'un sol (CEC) traduit la faculté de celui-ci à fixer certains éléments minéraux à la surface du complexe argilo-humique. Ces minéraux pourront être restitués ensuite aux plantes par des phénomènes d'échange.

Quantité totale de cations échangeables que le sol peut adsorber. Se dit parfois: capacité totale échange; pouvoir d'échange de cations; ou capacité d'adsorption de cations. Elle s'exprime en milliéquivalents par 100 g de sol ou de toute autre substance adsorbante, comme l'argile.

L'analyse chimique du sol a pour but d'évaluer son niveau de fertilité minérale pour une culture végétale donnée. Les résultats analytiques permettent l'élaboration d'un conseil de fumure adapté à la culture envisagée.